Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México, Ser. Zool. 68(2):193-205. 1997

ANÁLISIS FILOGENÉTICO DE LA FAMILIA PTERINOTREMATIDAE (PLATYHELMINTHES: CERCOMEROMORPHA: MONOGENEA)

GERARDO PÉREZ-PONCE DE LEÓN*
VIRGINIA LEÓN-RÈGAGNON*
BERENIT MENDOZA-GARFIAS*

RESUMEN

En este trabajo se presenta un análisis filogenético cuantitativo para cuatro especies incluidas en dos géneros nominales, dentro de la familia Pterinotrematidae (Monogenea). Este análisis produjo un solo cladograma con la máxima parsimonia, con un índice de consistencia de 0.9 y con 20 pasos para los 17 caracteres morfológicos, con 18 estados de carácter apomórficos. El cladograma obtenido apoya la monofilia de la familia Pterinotrematidae con base en seis sinapomorfías. Nuestros resultados apoyan la idea de que la especificidad hospedatoria de los parásitos es una propiedad del proceso de adaptación y no del de especiación. Finalmente, se discuten varias hipótesis que permiten explicar el patrón coevolutivo y biogeográfico encontrado a partir del análisis filogenético.

Palabras clave: filogenia, Monogenea, Pterinotrematidae, coevolución, biogeografía.

ABSTRACT

Quantitative phylogenetic analysis of four species included in two nominal genera of the Pterinotrematidae (Monogenea) based on 17 morphological characters with 18 apomorphic character states, produced one single most parsimonious tree, with a consistency index of 0.9 and 20 steps. The cladogram obtained support the monophyly of the Pterinotrematidae based on six synapomorphies. Our results supports the idea that host specificity is a property of adaptation rather than speciation. We discuss several hypotheses that explain coevolutionary and biogeographical patterns that we discovered in the phylogenetic analysis.

* Laboratorio de Helmintología, Instituto de Biología, UNAM, Apartado Postal 70-153, 04510 México D.F. E-mail: ppdleon@servidor.unam.mx

Key words: phylogeny, Monogenea, Pterinotrematidae, coevolution, biogeography.

INTRODUCCIÓN

En la actualidad se reconoce con amplitud el hecho de que los sistemas parásito-hospedero representan excelentes modelos para estudiar principios evolutivos generales. A pesar de que los trabajos con parásitos, en donde se analicen y establezcan patrones de historia evolutiva, biogeografía o coevolución, son relativamente recientes, en este momento se cuenta con una base de datos lo suficientemente robusta para realizar una serie de generalizaciones sobre la biología evolutiva de este grupo de organismos (Brooks & McLennan, 1993).

Brooks & McLennan (1993) señalaron la necesidad de continuar obteniendo más información relativa a análisis filogenéticos de diversos taxones de parásitos, con el fin de que, a través de los procesos descritos en cada uno de ellos, se genere una mayor cantidad de información con base en la cual se puedan apoyar o rechazar las generalizaciones propuestas sobre la biología evolutiva de este grupo de organismos y a la vez proponer diferentes elementos de análisis relacionados con la teoría general de la evolución (Brooks, 1989).

El presente trabajo se circunscribe precisamente dentro de un programa de investigación que recientemente iniciamos en nuestro país, para descubrir patrones de historia evolutiva en algunos grupos de platelmintos (Pérez-Ponce de León & Brooks, 1995a, 1995b; León-Règagnon *et al.*,1996, 1998; Mendoza & Pérez-Ponce de León, 1997).

La composición taxonómica de los miembros de la familia Pterinotrematidae Bychowsky & Nagibina, 1959 ha sido controversial en virtud de la complejidad morfológica que éstos exhiben, así como las aparentes relaciones de parentesco que tienen con otros representantes del orden Pterinotrematiformes *sensu* Lebedev (1979), particularmente con los miembros de la familia Diclidophoridae Cerfontaine, 1891. De acuerdo con la hipótesis filogenética propuesta por Boeger & Kritsky (1993) para las familias de monogéneos a partir del análisis de 141 estados de carácter en 47 series homólogas, Diclidophoridae y Allopyragraphoridae Yamaguti, 1963, representan los grupos hermanos del grupo monofilético diagnosticado por la presencia de ventosas en forma de "lengua de fuego" que es integrado por las familias Pterinotrematidae y Rhinecotylidae Lebedev, 1979 + Pyragraphoridae Yamaguti, 1963 + Heteromicrocotylidae Unnithan, 1961, formando una politomía aún no resuelta.

La familia Pterinotrematidae está representada por dos géneros: *Pterinotrema* Caballero, Bravo & Grocott, 1954 con tres especies y *Pseudopterinotrema* Yamaguti, 1968 con una sola (Yamaguti, 1968; Pérez-Ponce de León & Mendoza, 1996). En el presente trabajo se analizan las relaciones filogenéticas entre las especies que

componen a la familia y se discuten algunos aspectos de los patrones biogeográficos y coevolutivos encontrados.

MATERIAL Y MÉTODOS

Argumentación de caracteres

Para el análisis filogenético se consideraron los siguientes caracteres y sus estados (los caracteres se enlistan en el orden en que aparecen en el Cuadro 1.

1. Número y desarrollo de ventosas orales. La condición plesiomórfica es presentar dos ventosas relativamente pequeñas (0). En el grupo interno, existe una sola ventosa oral muy desarrollada (1).

2. Estructura de la lengüeta larvaria. El grupo externo presenta una lengüeta larvaria provista de seis ganchos con igual forma y longitud (0). En *Pterinotrema macrostomon* se presenta una sola lengüeta larvaria con seis ganchos de igual longitud pero con formas distintas (1). En el resto de las especies se presentan dos lengüetas larvarias que poseen 10 ganchos de diferente forma y longitud (2) (véase Fig. 1).

3. Ganchos larvarios. La condición plesiomórfica, ausencia de ganchos larvarios independientes de la lengüeta larvaria, es exhibida por el grupo externo y *Pseudopterinotrema albulae* (0); las tres especies de *Pterinotrema* poseen cuatro ganchos larvarios libres en el lado izquierdo del opistohaptor (1) (véase Fig. 1).

4. Forma de las ventosas del opistohaptor. El grupo externo presenta ventosas tipo diclidofórido (0), mientras que en el grupo interno, éstas son del tipo pterinotremátido (1).

Cuadro 1. Matriz de datos para las especies de *Pterinotrema* y *Pseudopterinotrema**

	Caracteres																
Taxa	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Grupo externo	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pseudopterinotrem a albulae	1	2	0	1	?	1	1	?	1	1	0	0	0	0	0	1	1
Pterinotrema mirabilis	1	2	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1
P. macrostomon	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1
P. hoffmannae	1	2	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1

* Para la descripción y polarización de los caracteres, véase el texto; se enlistan en el mismo órden.
0 = condición plesiomórfica; 1, 2 = condición apomórfica; ? = datos faltantes.

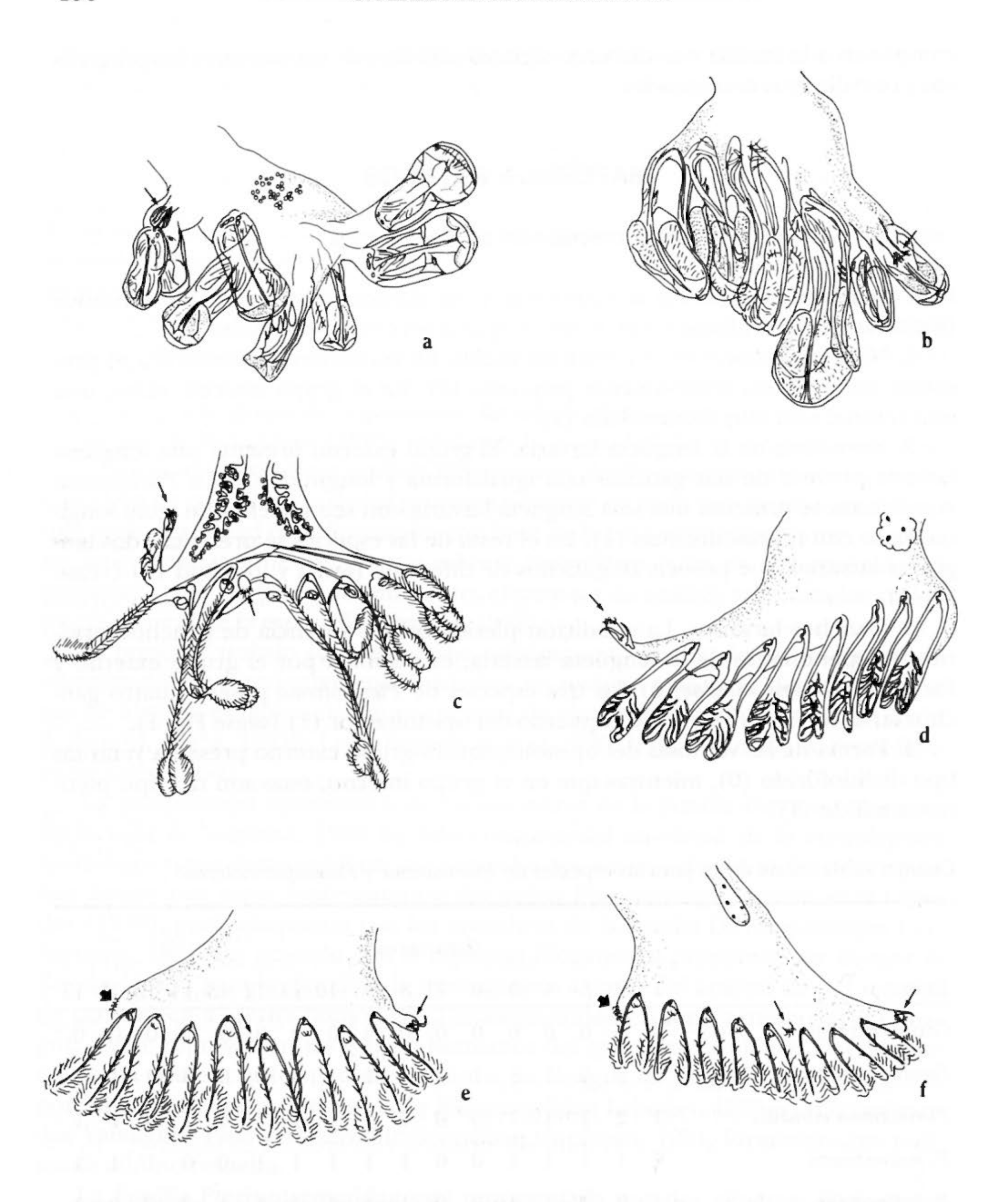


Fig. 1. Estructura del opistohaptor en: a) *Macrovalvitrema sinaloense* (vista ventral), b) *Pterinotrematoides mexicanum* (vista ventral), c) *Pseudopterinotrema albulae* (vista dorsal), d) *Pterinotrema macrostomon* (vista dorsal), e) *P. mirabilis* (vista ventral), f) *P. hoffmannae* (vista ventral). ➔ indica la posición de los ganchos larvarios.→ indica la posición y estructura de la lengüeta larvaria.

5. Número de filamentos en los huevos. El grupo externo presenta dos filamentos polares en los huevos (0), mientras que los miembros del grupo interno tienen uno solo (1).

6. Número de ventosas en el opistohaptor. La condición plesiomórfica, presencia de ocho ventosas pedunculadas, se observa en el grupo externo así como en las tres especies que componen al género *Pterinotrema* (0). *Pseudopterinotrema albulae* presenta ventosas igualmente pedunculadas, pero en número de nueve (1) (véase Fig. 1).

7. Longitud del pedúnculo del opistohaptor. El grupo externo y las tres especies de *Pterinotrema* presentan pedúnculos de igual longitud o ligeramente variables (0); en *Pseudopterinotrema albulae* se presentan pedúnculos cuya longitud es muy variable (1) (Fig. 1).

8. Forma del huevo. En el grupo externo y en *Pterinotrema mirabilis* se presenta un huevo de forma ovoidal (0), mientras que en *P. macrostomon* y *P.hoffmannae*, éste es romboidal (1).

9. Estructura de la vagina. La condición plesiomórfica, vagina no esclerosada, se presenta en el grupo externo y en *Pterinotrema mirabilis* (0); en el resto de las especies, la vagina está esclerosada (1).

10. Estructura del atrio genital. El grupo externo presenta un atrio genital simple, armado con espinas (0); la presencia de un atrio genital complejo, armado con filamentos esclerosados accesorios largos, se presenta en todos los miembros del grupo interno (1) (véase Fig. 2).

11. Número de las espinas en las ventosas del opistohaptor. La presencia de más de 50 espinas en *Pseudopterinotrema albulae* es el estado primitivo (0); las tres especies de *Pterinotrema* presentan menos de 35 espinas (1) (véase Fig. 1).

12. Forma y tamaño de las espinas en las ventosas del opistohaptor. La forma acicular y el tamaño uniforme de las espinas en *Pseudopterinotrema albulae* es el estado plesiomórfico (0); las espinas de las tres especies del género *Pterinotrema* son de forma laminar y de tamaño irregular (1) (véase Fig. 1).

13. Forma de los filamentos esclerosados accesorios en el atrio genital. La condición plesiomórfica, presencia de filamentos esclerosados accesorios de forma recurvada, se presenta en todos los miembros del grupo interno a excepción de una especie (0); en *Pterinotrema hoffmannae*, éstos tienen forma de "quilla" (1) (véase Fig. 2).

14. Número de filamentos esclerosados accesorios en el atrio genital. *Pseudopterinotrema albulae*, *Pterinotrema macrostomon* y *P. hoffwmannae*, presentan menos de tres filamentos (0), mientras que P. mirabilis presenta numerosos filamentos (1) (véase Fig. 2).

15. Arreglo de los testículos. En el grupo externo así como en todos los miembros del grupo interno, excepto en una especie, los testícuos se arreglan en dos hileras alternas (0); en *Pterinotrema macrostomon*, los testículos, en menor número, se disponen en una sola hilera longitudinal (1).

16. Cirro. La condición plesiomórfica, presencia de cirro, es observada en el

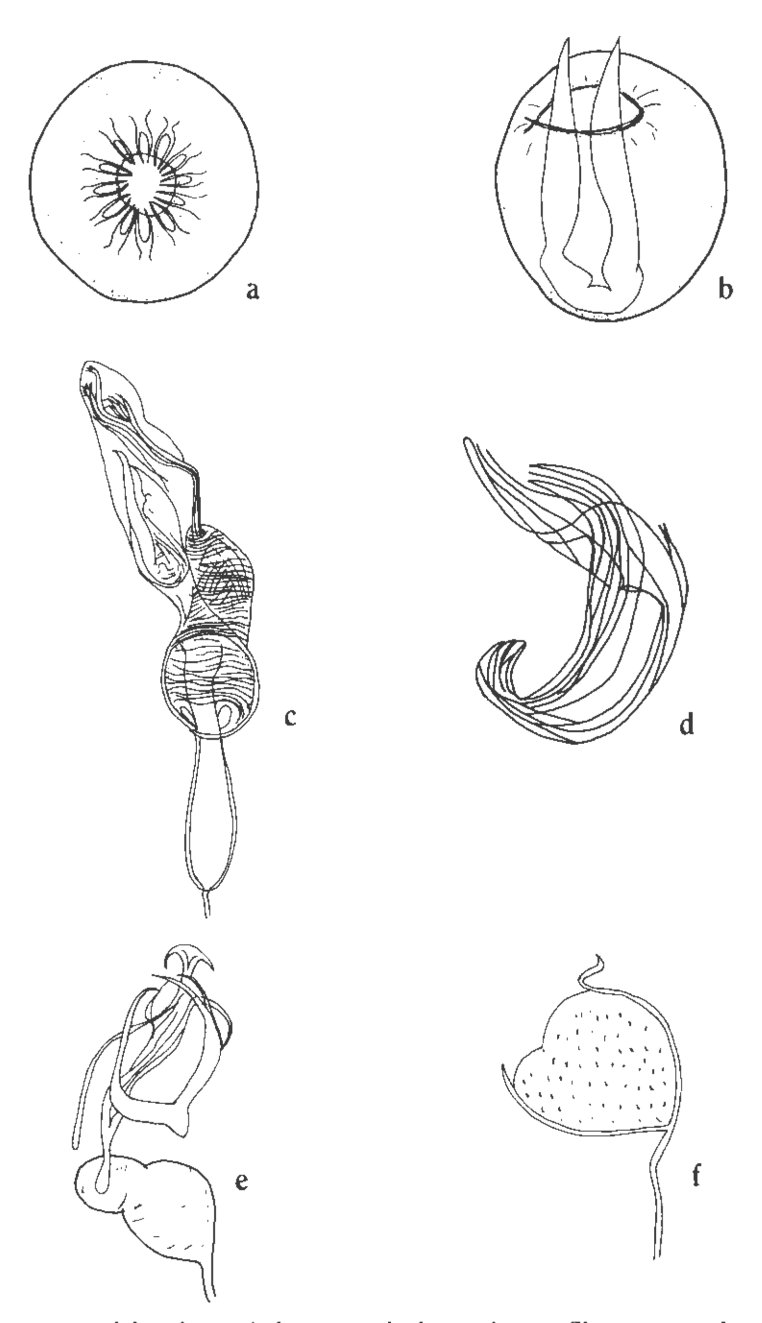


Fig. 2. Estructura del atrio genital mostrando las espinas o filamentos esclerosados accesorios. a) *Macrovalvitrema sinaloense*, b) *Pterinotrematoides mexicanum*, c) *Pseudopterinotrema albulae*, d) *Pterinotrema macrostomon*, e) *P. mirabilis*, f) *P. hoffmannae* (vista ventral).

grupo externo y en *Pterinotrema hoffmannae* (0); *P. macrostomon* y *P. mirabilis* carecen de cirro (1).

17. Ciegos intestinales. Ciegos intestinales fusionados en el extremo posterior del cuerpo es la condición plesiomórfica (0); el grupo interno presenta ciegos intestinales que terminan independientemente en el extremo posterior (1).

Análisis realizados

Para la elaboración del presente trabajo se examinó toda la literatura disponible sobre la familia Pterinotrematidae así como los siguientes ejemplares, depositados en la Colección Nacional de Helmintos (CNHE), del Instituto de Biología UNAM: *Pterinotrema macrostomon* (No. Cat. 241, 264 y 265), *P. hoffmannae* (No. Cat.2753 y 2754), *P. mirabilis* (No. Cat. 313); *Macrovalvitrema sinaloense* (No. Cat. 109 y 315), *Pterinotrematoides mexicanum* (No. Cat. 097 y 098), así como del U.S. National Parasite Collection (USNPC), Beltsville, Maryland: *Pseudopterinotrema albulae* (No. 63548). Se consideraron cuatro especies nominales dentro de dos géneros en el grupo interno. El análisis filogenético se realizó mediante el método de la sistemática filogenética (Hennig, 1966; Wiley, 1981; Brooks & McLennan, 1991; Wiley et al., 1990). Los resultados obtenidos fueron confirmados utilizando PAUP (Phylogenetic Analysis Using Parsimony) v. 3.1.1 (Swofford, 1993) en una computadora Mcintosh LCIII. Se analizaron las siguientes opciones: 1) Caracteres: todos desordenados, o sólo el carácter 2 (multiestado) desordenado. 2) Optimización: ACCTRAN, DELTRAN. 3) Grupo Externo: la condición plesiomórfica fue determinada por el estado observado en *Macrovalvitrema sinaloense* + *Pterinotrematoides mexicanum*, de acuerdo con el método del grupo externo (Watrous & Wheeler, 1981; Maddison et al., 1984); dado que los caracteres 11-14 sólo se presentan en el grupo interno, la condición plesiomórfica fue establecida por el estado observado en *Pseudopterinotrema albulae*, con base en el método del grupo externo funcional (Watrous & Wheeler, 1981). 4) Algoritmo para la construcción del cladograma: Búsqueda exhaustiva.

RESULTADOS

El análisis filogenético de los cuatro taxones incluidos, utilizando las opciones mencionadas, produjo un solo cladograma con la máxima parsimonia (Fig. 3), con un índice de consistencia (IC) de 0.9, con 20 pasos para los 17 caracteres y con 18 estados apomórficos. Únicamente dos de los 20 cambios fueron el resultado de pérdidas evolutivas (la pérdida del esclerosamiento vaginal en *P. mirabilis* y la del cirro, en *P. hoffmannae*), las cuales se indican como reversiones evolutivas en el cladograma, lo que a su vez indica un nivel muy reducido de simplificación secundaria en la evolución de este grupo de platelmintos parásitos.

El cladograma obtenido apoya la monofilia de la familia Pterinotrematidae

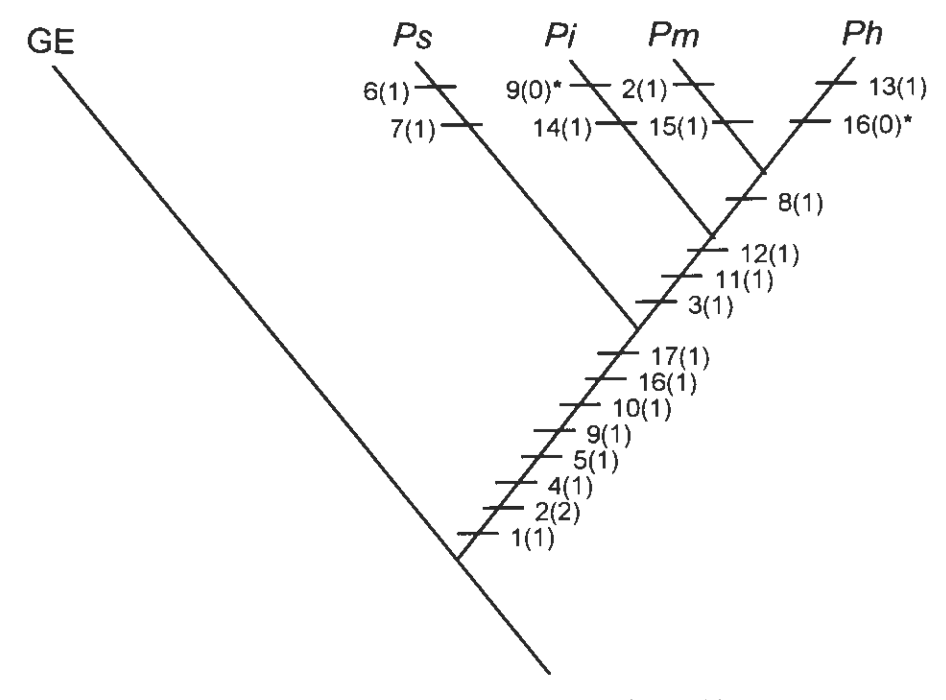


Fig. 3. Cladograma en el que se hipotetizan las relaciones filogenéticas entre cuatro especies de la familia Pterinotrematidae (Monogenea). Se indica el número de carácter y entre paréntesis, el estado apomórfico. Las homoplasias (reversiones evolutivas) se indican con un *. GE = Grupo Externo; Ps = *Pseudopterinotrema albulae*, Pi = *P. mirabilis*, Pm = *Pterinotrema macrostomon*, Ph = *P. hoffmannae*.

con base en seis sinapomorfias: la presencia de una sola ventosa oral (carácter 1), una o dos lengüetas larvarias con ganchos de diferentes formas (2), ventosas del opistohaptor tipo pterinotremátido (4), huevos con un solo filamento polar (5), atrio genital complejo (10) y, por último, ciegos intestinales terminando independientemente (17).

Pseudopterinotrema albulae es el grupo hermano de las especies incluidas en el género *Pterinotrema* (*P. mirabilis* y *P. macrostomon* + *P. hoffmanae*), que es un grupo monofilético apoyado por tres sinapomorfias: la presencia de cuatro ganchos larvarios (3), así como la presencia de más de 50 espinas de forma laminar y de tamaño irregular en las ventosas del opistohaptor (11 y 12).

DISCUSIÓN

La especificidad hospedatoria en los parásitos es un hecho que se postula continuamente en la literatura, a pesar de carecer, en la mayoría de los casos, de evi-

dencias que permitan corroborarlo. Brooks & McLennan (1993a) señalan a éste como uno de los fenómenos que constituyen un "mito" en torno a la biología evolutiva de los parásitos, en virtud de que se propone a la especificidad como producto de la especiación.

Las cuatro especies que componen a la familia Pterinotrematidae estudiadas en este trabajo, son parásitos de peces de la familia Albulidae y, en su mayoría, parasitan las branquias de *Albula vulpes*, lo cual indica una cercana asociación en este sistema parásito-hospedero; únicamente *Pterinotrema hoffmannae* parasita a otra especie del género *Albula*, lo cual se explica como un evento de colonización secundaria (host-switching) hacia *A. nemoptera*. Lo anterior apoya la hipótesis propuesta por Brooks & McLennan (1993a) en el sentido de que la especificidad es una propiedad del proceso de adaptación y no del de especiación y evidencia; por otra parte, que la tasa de especiación exhibida por estos parásitos es más alta que la de sus hospederos.

Actualmente es posible demostrar patrones coevolutivos en sistemas parásito-hospedero mediante el empleo de metodologías como la propuesta por Brooks (1981, 1985, 1990), en la cual el cladograma de los parásitos es transformado hacia los estados de carácter para construir un cladograma de los hospederos; dentro del grupo de los monogéneos, ésta ha sido aplicada por Klassen & Beverly-Burton (1988) y por Boeger & Kritsky (1989). La premisa fundamental es que, aquellos puntos de concordancia entre las filogenias de parásitos y hospederos apoyan asociaciones por descendencia, mientras que puntos de desacuerdo representan episodios de colonización (Brooks, 1985). En el presente estudio, a pesar de que no fue aplicada la metodología mencionada, es posible interpretar la presencia de *P. hoffmannae*, con base en la información filogenética obtenida, como un episodio de colonización a otra especie de hospedero que aparentemente está cercanamente relacionada con *A. vulpes*.

Por otro lado, Brooks & McLennan (1993a,b) evidenciaron también que los monogéneos, junto con el resto de los platelmintos parásitos, no presentan un alto grado de pérdida evolutiva de caracteres (simplificación), en contra de lo que comúnmente se ha propuesto para los organismos parásitos en general. En el presente estudio encontramos que sólo dos de los 20 cambios de carácter en el cladograma que hipotetiza las relaciones filogenéticas de la familia Pterinotrematidae, representan pérdidas evolutivas (10%). Lo anterior es consistente con el valor de 12% obtenido para la base de datos global del grupo de los monogéneos (Brooks & McLennan, 1993a, b), así como con el hecho de que las pérdidas están asociadas principalmente a estructuras reproductoras.

La figura 4 representa la optimización en el cladograma tanto de los hospederos, como de la distribución geográfica de las tres especies de *Pterinotrema* y *Pseudopterinotrema albulae*. El escenario biogeográfico parece complejo por la presencia de una especie, *P. mirabilis*, en el Mar de China, estando el grupo externo, y dos de las especies del grupo interno, distribuidos en el Pacífico oriental; sin embargo, es congruente con la amplia distribución exhibida por el hospedero al que primi-

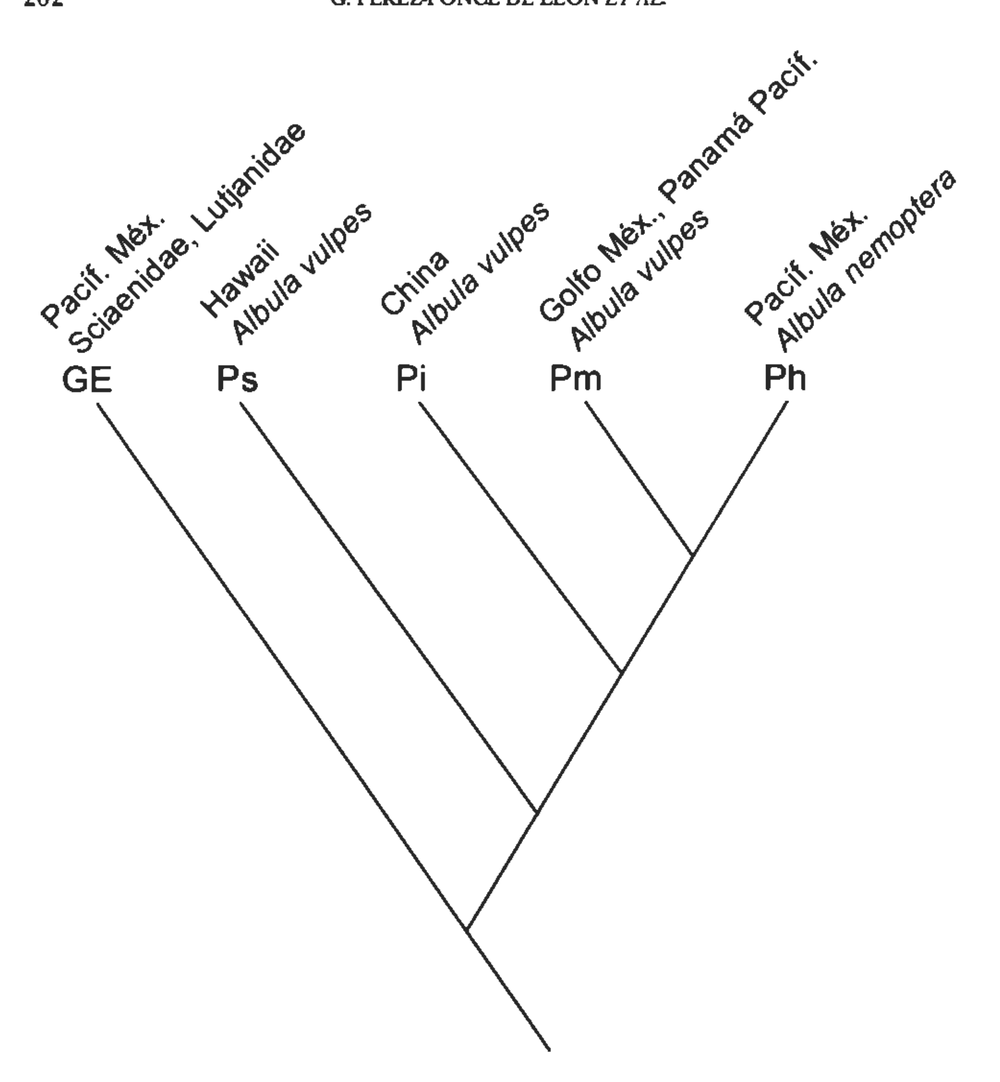


Fig. 4. Hospederos y distribución geográfica optimizados en el cladograma que hipotetiza las relaciones filogenéticas de la familia Pterinotrematidae (Monogenea). Ps = *Pseudopterinotrema albulae*, Pi = *P. mirabilis*, Pm = *Pterinotrema macrostomon*, Ph = *P. hoffmannae.*

tivamente parasitan (*A. vulpes*). Lo anterior podría indicar que esta relación parásito-hospedero es muy antigua, pues el contacto entre el ancestro del hospedero y el de los parásitos debió anteceder a la separación de los continentes, de tal forma que la dispersión del hospedero en los mares primitivos trajo consigo la especiación de este grupo de monogéneos. Aparentemente, el hospedero mantuvo su tasa de cambio lo suficientemente baja como para no especiar a la misma velocidad que el parásito, dando como resultado un patrón biogeográfico incongruen-

te, excepto por la posible correlación entre los eventos de especiación que dieron origen al hospedero, *A. nemoptera* y al monogéneo, *P. hoffmannae*.

El evento de especiación que dio origen a las especies hermanas *P. macrostomon* y *P. hoffmannae* pudo ser así el resultado de la colonización de un hospedero distinto de *Albula vulpes*, es decir, *A. nemoptera*, con la subsecuente especiación alopátrica por aislados periféricos a partir de un ancestro que se distribuía en ambas costas del Continente Americano, o bien, pudo resultar en una especiación geográfica (vicarianza) al separarse las poblaciones ancestrales cuando surgió el istmo de Panamá hace 3.5 - 5.7 millones de años de acuerdo con Lessios (1979). Si la primera suposición fuese cierta, nuestra predicción sería que *P. macrostomon* se encontraría parasitando a *A. vulpes* si se realizaran colectas de esta especie en costas americanas del Pacífico, y quizás se encontraría a *P. hoffmannae* en poblaciones de *A. nemoptera* en las costas del Atlántico y Golfo de México, siempre y cuando éstas y las del Pacífico hubiesen estado en contacto una vez que el evento de colonización por *P. hoffmannae* se llevara al cabo.

Por otro lado, si el segundo supuesto fuera el correcto, se podría predecir que si se muestrearan las poblaciones de *A. vulpes* en las costas del Pacífico americano, no se encontraría como parásito de *P. macrostomon* y podría sugerirse así que el registro de este monogéneo como parásito branquial de *A. vulpes*, en el Pacífico de Panamá (Caballero *et al.*, 1954), podría ser producto de una migración secundaria de este hospedero, desde el océano Atlántico hacia el Pacífico. Si la colonización de *P. hoffmannae* en *A. nemoptera* fue un evento posterior a la separación de los océanos y si se muestreara a las poblaciones de este hospedero en las costas del Atlántico, no se encontraría entonces a *P. hoffmannae* parasitándolo.

AGRADECIMIENTOS

Deseamos expresar nuestro agradecimiento a Luis García Prieto por la lectura y crítica al manuscrito. Al Dr. Ralph Lichtenfels, Curador de la U.S. National Parasite Collection, por el envío de ejemplares tipo. El financiamiento para realizar este trabajo provino del Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica PAPIIT-UNAM No. IN201593 a G.P.P.L.

LITERATURA CITADA

BOEGER, W. A. & D. KRITSKY. 1989. Phylogeny, coevolution and revision of the Hexabothriidae Price, 1942 (Monogenea). *Int. J. Parasitol. 19*: 425-440.

BOEGER, W. A. & D. KRITSKY. 1993. Phylogeny and a revised classification of the Monogenoidea Bychowsky, 1937 (Platyhelminthes). *Syst. Parasitol. 26*: 1-32.

BROOKS, D.R. 1981. Hennig´s parasitological method: A proposed solution. *Syst. Zool. 30*: 229-249.

BROOKS, D.R. 1985. Historical ecology: a new approach to studying the evolution of ecological association. *An. Miss. Bot. Gardens 72*: 660-680.

BROOKS, D.R. 1989. The phylogeny of the cercomeria (Platyhelminthes: Rhabdocoela) and general evolutionary principles. *J. Parasitol. 75*: 606-616.

BROOKS, D.R. 1990. Parsimony analysis in historical biogeography and coevolution: Methodological and theoretical updated. *Syst. Zool. 39*: 14-30.

BROOKS, D.R. & D. MCLENNAN. 1991. *Phylogeny, ecology, and behaviour. A research program in comparative biology.* The University of Chicago Press, Illinois 434 p.

BROOKS, D.R. & D. MCLENNAN. 1993a. *Parascript: parasites and the language of evolution.* Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. 429 p.

BROOKS, D.R. & D. MCLENNAN. 1993b. Macroevolutionary trends in the morphological diversification among the parasitic flatworms (Platyhelminthes: Cercomeria). *Evolution 47*: 495-509.

BROOKS, D.R., R.T. O'GRADY & D.R. GLEN. 1985. The phylogeny of the Cercomeria Brooks, 1982 (Platyhelminthes). *Proc. Helminthol. Soc. Wash. 52*: 1-20.

CABALLERO, C. E., M. BRAVO H. & R.C. GROCOTT. 1954. Helmintos de la República de Panamá XII. Descripción de dos nuevos tremátodos monogéneos parásitos de peces marinos comestibles del Océano Pacífico del Norte. *Ciencia 14*:81-86.

HENNIG, W. 1966. *Phylogenetic systematics.* University of Illinois Press, Urbana, Illinois. 263 p.

KLASSEN, G. & M. BEVERLEY-BURTON. 1988. North American freshwater ancyrocephalids (Monogenea) with articulating haptoral bars: host-parasite coevolution. *Syst. Zool. 37*: 179-189.

LEBEDEV, B.I. 1979. Faunistic aspects of studies into higher Monogenoidea of marine fish. *Zool. Anz. Jena. 202*: 99-104.

LEÓN-RÈGAGNON, V., G. PÉREZ-PONCE DE LEÓN & D.R. BROOKS. 1996. Phylogenetic analysis of *Opisthadena* (Digenea: Hemiuridae). *J. Parasitol. 82*: 1005-1010.

LEÓN-RÈGAGNON, V., G. PÉREZ-PONCE DE LEÓN & D.R. BROOKS. 1998. Phylogenetic analysis of the subfamily Bunocotylinae Dollfus, 1950 (Digenea: Hemiuridae). *J. Parasitol. 84*: (en prensa).

LESSIOS, H.A. 1979. Use of panamanian sea urchin to test the molecolar clock. *Nature 280*: 599-561.

MADDISON, W.P., J. DONOGHUE & D.R. MADDISON. 1984. Outgroup analysis and parsimony. *Syst. Zool. 33*: 83-103.

MENDOZA G.B. & G. PÉREZ-PONCE DE LEÓN. 1997. Relaciones filogenéticas entre las especies del género *Cynoscionicola* (Monogenea: Microcotylidae). *Rev. Biol. Trop.* 45 (en prensa).

PÉREZ-PONCE DE LEÓN, G. & D.R. BROOKS. 1995a. Phylogenetic relationships of the genera of the Pronocephalidae Looss, 1902 (Digenea: Paramphistomiformes). *J. Parasitol. 81*: 267-277.

PÉREZ-PONCE DE LEÓN, G. & D.R. BROOKS. 1995b. Phylogenetic relationships among the species of *Pyelosomum* Looss, 1899 (Digenea: Pronocephalidae). *J. Parasitol. 81*:278-281.

PÉREZ-PONCE DE LEÓN, G. & B. MENDOZA-GARFIAS. 1996. Descripción de una especie nueva de *Pterinotrema* Caballero, Bravo y Grocott, 1954 (Monogenea: Pterinotrematidae) parásito de *Albula nemoptera* (Osteichthyes: Albulidae) de la Bahía de Chamela, Jalisco, México. *Anales Inst.Biol. Univ. Nac. Autón. México, Ser. Zool. 65 (2). 173-182.*

SWOFFORD, D.L.. 1993. *Phylogenetic analysis using parsimony.* Version 3.1.1. Illinois Natural History Survey, Urbana, Illinois.

WATROUS, L.E. & Q. WHEELER. 1981. The out group comparison method of character analysis. *Syst. Zool. 30*: 1-11.

WILEY, E.O. 1981.*Phylogenetics: The theory and practice of phylogenetic systematics.* John Wiley and Sons, New York. 439 p.

WILEY, E.O., D.J. SIEGEL-CAUSEY, D.R. BROOKS & V.A.FUNK. 1990. *The compleat cladist: A primer of phylogenetic procedures.* Museum of Natural History, Lawrence, Kansas. 158 p.

YAMAGUTI, S. 1968. New monogenetic trematodes from Hawaiian fishes II. *Pacific. Sci. 20*: 419-434.